

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201808039

引文格式: 刘逸夫, 黄宗胜, 钱长江, 等. 贵州喀斯特区 C₄ 植物物种组成与水分生态型划分 [J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1092–1106.
LIU YF, HUANG ZS, QIAN CJ, et al. Species composition and water ecotype division of C₄ plant in Guizhou karst region [J]. *Guihaia*, 2019, 39(8): 1092–1106.

贵州喀斯特区 C₄ 植物物种组成与水分生态型划分

刘逸夫¹, 黄宗胜^{2*}, 钱长江³, 符裕红³, 喻阳华⁴, 严令斌⁵

(1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学 建筑与城市规划学院, 贵阳 550025; 3. 贵州师范学院 化学与生命科学学院, 贵阳 550018; 4. 贵州师范大学 喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治 工程技术研究中心, 贵阳 550001; 5. 贵州大学 生命科学学院, 贵阳 550025)

摘要: 该研究通过查阅文献、核对贵州大学林学院标本库及现场群落调查与标本采集, 并运用碳同位素比值法研究典型 C₄ 植物水分利用特性, 探索 C₄ 植物在喀斯特植被恢复中的地位, 进而揭示贵州喀斯特地区 C₄ 植物资源的基本特征。结果表明: 贵州喀斯特区共有 C₄ 植物 141 种, 隶属于 74 属 15 科, 分别占全国科属种的 62.50%、46.25%、24.48%, 以禾本科 (Gramineae) 和莎草科 (Cyperaceae) 为主; 区内 C₄ 植物种均为一年生或多年生草本, 多年生植物种略多于一年生植物种; 水分生态型整体偏旱生, 旱生和中生植物分别占总数的 24.82% 和 31.21%; 喀斯特区 C₄ 植物具有高水分利用效率, 但不同水分生态型间差异不显著; 贵州喀斯特区 C₄ 植物资源具有资源丰富、利用途径广泛、能长期利用、竞争力强、能大面积分布、偏旱生且水分利用幅度广的基本特征, 适合喀斯特区生境, 自然状态下多为恢复早期物种, 有利于喀斯特区生态恢复。在贵州喀斯特恶劣生态环境下 C₄ 植物有较好的生态适应性, 并表现出较高的药用、食用、饲用、景观应用等价值, 对其开发利用对贵州经济、社会发展及生态恢复有重要意义。

关键词: C₄ 植物, 资源特征, 水分生态型, 水分利用效率, 贵州喀斯特区

中图分类号: Q946 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2019)08-1092-15

Species composition and water ecotype division of C₄ plant in Guizhou karst region

LIU Yifu¹, HUANG Zongsheng^{2*}, QIAN Changjiang³, FU Yuhong³,
YU Yanghua⁴, YAN Lingbin⁵

(1. School of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. School of Architecture and City Plan, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 3. School of Chemistry and Life Science, Guizhou Normal College, Guiyang 550018, China; 4. School of Karst Science/State Engineering Technology Institute for Karst Decertification Control, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 5. School of Life Sciences, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

收稿日期: 2018-11-04

基金项目: 国家自然科学基金(31560187); 贵州省应用基础重大项目(黔科合 JZ 字 [2014]200209); 贵州省社会发展攻关项目(黔科合 SY 字 [2012]3012); 贵州省农业攻关项目(黔科合 NY [2013]3055); 贵州大学人才引进项目(贵大人基合字 [2013]02) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31560187); Major Program of Applied Foundation in Guizhou(2014-200209); Brainstorm Program on Social Development of Guizhou Province(2012-3012); Key Agricultural Technology Research and Development Program of Guizhou(NY2013-3055); Guizhou University Talent Introduction Program(2013-02)]。

作者简介: 刘逸夫(1994-), 男, 湖南绥宁人, 硕士研究生, 主要从事退化生态系统恢复、景观规划设计研究, (E-mail)lyfgzu@163.com。

* **通信作者:** 黄宗胜, 博士, 教授, 主要从事退化生态系统恢复、景观规划设计研究, (E-mail)hzsxjh@126.com。

Abstract: The status of C_4 plants in vegetation restoration of the karst region was explored, and the essential characteristics of C_4 plant resources in Guizhou karst region were revealed, by consulting literatures, checking the specimen library of Forestry College of Guizhou University, investigating on-site community and collecting specimens, as well as based on carbon isotope ratio method to study the water utilization characteristics of typical C_4 plants. The results showed that 141 species of C_4 plants belonging to 74 genera and 15 families were found in the Guizhou karst region, which accounted for 62.05%, 46.25% and 24.48% of the countrywide families, genera and species respectively, and they were composed mainly of Gramineae and Cyperaceae; The species of C_4 plants in the area were either annual plants or perennial plants, and the species number of perennial plant were slightly more than the annual plant; The overall water ecotype was dry, and the siccocolous and the mesad accounted for 84.82% and 31.21% of the total amount; C_4 plants in karst region had high water use efficiency, while there was no significant difference among different water ecotypes; The C_4 plant resources in Guizhou karst region had the essential characteristics of abundant resources, wide application, long-term utilization, strong competitiveness, large-area distribution, drought-producing and wide water use. Karst region provides a suitable habitat for C_4 plants. Under natural conditions, most of them are restoring early species, which is conducive to ecological restoration in karst region. C_4 plants have good ecological adaptability under the harsh ecological environment of Guizhou karst region, and present relatively high value for medicinal, edible, feeding, landscape and other purposes. The exploitation of C_4 plants is of great significance for the ecological restoration in Guizhou and the economic and social development of Guizhou area.

Key words: C_4 plant, resource characteristic, water ecotype, water use efficiency, Guizhou karst region

Downton(1968, 1975)和Black(1971)根据植物光合途径类型的不同将植物进行划分后,对植物光合作用类型的鉴定及其生态地理学意义逐渐受到学者们关注。据报道,全球 C_4 光合作用植物约有 1 700 种,隶属于 22 科 290 属,并发现 30 余种具有 C_3 - C_4 中间型(李美荣, 1993);国内报道的 C_4 植物有 533 多种,隶属于 24 科 160 属(殷立娟和李美荣, 1997)。内蒙古(唐海萍和刘书润, 2001)、青海(李明财等, 2005)、新疆(冯缨等, 2012)、阿拉善高原(何明珠等, 2010)、黄河河岸带(张晓可等, 2010)等地区均有 C_4 植物种报道。国外学者对夏威夷(Angelo & Daehler, 2015)、安第斯山脉(Bremond et al., 2012)、蒙古(Vladimir & Clanton, 2000)和澳大利亚(Murphy & Bowman, 2007)等地区 C_4 植物的研究表明温度和降水是影响 C_4 植物分布的重要环境因子。范顺祥等(2018)运用 MaxEnt 模型对 C_3 和 C_4 功能群的潜在适宜分布区进行模拟,认为 C_4 草本植物更适宜生长在高温及干燥的环境中。国内学者通过对北方农牧区的研究表明 C_4 植物对草地退化有指示作用且具有较强的抗性(刘晓强和王仁忠, 2006; 韩梅

等, 2006),与其他学者对新疆荒漠地区(冯缨等, 2012)、阿拉善高原荒漠地区(何明珠等, 2010)等荒漠生境的研究得出 C_4 植物常在逆境中起到优势作用的结论相符合。 C_4 植物较 C_3 植物有更高的水分利用效率和氮素利用效率、高生物产量以及较强的抗逆性与竞争力(韩梅等, 2006)。

西南喀斯特地区土层浅薄且不连续、富钙缺水、生境异质性大(何跃军, 2012),利用 C_4 植物较强的抗逆性及竞争力来研发适合喀斯特困难立地生长的 C_4 植物群落,这对喀斯特区生态恢复社会经济发展具有重要意义。但是,目前对喀斯特地区研究较少,尤其是贵州喀斯特地区 C_4 植物资源及其生态地理学意义等方面的研究尚未见有报道。因此,本研究以贵州喀斯特区 C_4 植物为对象,对喀斯特区 C_4 植物资源特征展开研究,探索其生态地理学意义,以丰富喀斯特区植被恢复理论,为喀斯特生态恢复提供新思路。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

贵州省位于中国西南部的高原山地,在

103.75°—109.58° E、24.58°—29.98° N 之间,国土总面积为 176 128 km²,其中喀斯特地区面积为 109 084.5 km²,占全省总面积的 61.9%(陈起伟等,2014)。境内山峦起伏,地貌类型复杂多样,区域差异明显,海拔在 147~2 900 m 之间,平均海拔为 1 100 m 左右。贵州高原属于中亚热带湿润季风气候,冬无严寒,夏无酷暑,年平均气温为 18~19 ℃。常年雨量充沛,时空分布不均,大部分地区年均降雨量在 1 100~1 300 mm 之间,但由于喀斯特地区岩石裸露率高,“双层”地下空间特征,经常出现地质性干旱。全省日照时数在 1 030~1 735 h·a⁻¹之间,地区分布特点是西高东低(郑小波等,2007)。

1.2 研究方法

1.2.1 资料来源与样地调查 根据《贵州植物志》(贵州植物志编委会,1982)与《贵州维管束植物编目》(罗扬等,2015)中记载的植物名录比对国内外已发表的 C₃、C₄植物名录、文献资料及多年的野外调查、植物标本库,得出贵州喀斯特地区 C₄植物名录(表 1)及归纳每种 C₄植物种的科属、生活型和水生生态型。同时于 2017 年夏季植物生长繁茂时在贵州省花溪区及平塘县采集 14 种典型 C₄植物叶片,所采集样品需生长在开阔平坦地带,避免由于局部小气候而对植物同位素比值产生影响。将每个调查样方面积设为 1 m×1 m,即 1 m²,每种植物 3 个样方,共计 42 个样方。每个植物样本由样方内 10 个独立生长的相同植物个体混合而成(李明财等,2005),置于 80 ℃烘箱内,烘干至恒定质量,进行相关测定。

1.2.2 δ¹³C 值的测定 将野外采集的叶片经清洗、烘干、冷却、粉碎后,过 20 目筛密封保存。处理后的样本送至国家海洋局第三海洋研究所稳定同位素质谱实验室进行 δ¹³C 值,仪器及型号为 Gasbench-IRMS (Delta V advantage),采用 PDB (Pee Dee Belemnite)标准,δ¹³C 值依据国际通用标准形式(容丽等,2008):

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{sample}} - \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}} \right] \times 1000\text{‰} / \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{standard}}$$

1.2.3 有开发利用潜力的 C₄植物种判断标准 贵州喀斯特区最显著的特点是生境干旱,临时性干

旱频繁是限制植物生长的因素之一(喻理飞等,2002)。本研究结合多年野外调查依据植物水分利用效率、生活型、水分生态型、文献与目前研究现状等方面进行系统分析,并从贵州喀斯特区 C₄植物名录中筛选出具有高水分利用效率、偏旱生、能在野外形成 1 m²以上群落的草本植物,作为喀斯特区具有开发利用潜力的 C₄植物种。

1.2.4 数据处理 通过 Excel、SPSS22 软件对数据进行统计分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同数据组间的差异,显著性水平设定为 α=0.05。

2 结果与分析

2.1 C₄植物分类群特性

表 2 结果表明,贵州喀斯特地区已知的 C₄植物有 141 种,隶属于 74 属 15 科,仅占贵州维管束植物(罗扬等,2015)的 1.64%,这主要因为维管束植物中以 C₃植物为主。但贵州喀斯特区 C₄植物的科数、属数、种数分别占全国 C₄植物(殷丽娟和李美荣,1997)的 62.50%、46.25%、24.48%,说明贵州喀斯特区 C₄植物种类组成丰富,为 C₄植物的应用创造了条件。

表 3 结果表明,以科所含属数统计分析,单属科有 10 科,占贵州喀斯特地区 C₄植物总科数 66.67%;寡属科(2~9 属)有 3 科占 20.00%;多属科(10 属及以上)只有禾本科(*Gramineae*)和莎草科(*Cyperaceae*)两科占 13.33%,但所含属数占总属数的 77.03%。以科所含种数统计分析,单种科有 7 科,占贵州喀斯特地区 C₄植物总科数的 46.67%;寡种科(2~9 种)有 6 科占 40.00%;多种科(10 种及以上)虽只有禾本科和莎草科两科占 13.33%,但所含种数占到总种数的 78.01%。以属所含种数统计分析,单种属有 47 属,占贵州喀斯特地区 C₄植物总属数 63.51%;寡种属(2~9 种)26 属占 35.14%;多种属(10 种及以上)仅 1 属占 1.35%。由此可见,贵州喀斯特区 C₄植物种属主要集中在禾本科与莎草科中,但又有向单种属与寡种属分散的趋势。

表 1 贵州喀斯特区 C₄ 植物名录Table 1 List of C₄ plants in Guizhou karst region

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype	开发利用方式 Exploration and utilization mode
苋科 Amaranthaceae	锦绣苋 <i>Alternanthera bettzickiana</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	LAV、MEV、EDV
苋科 Amaranthaceae	绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	LAV
苋科 Amaranthaceae	凹头苋 <i>A. lividus</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV
苋科 Amaranthaceae	繁穗苋 <i>A. paniculatus</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	EDV、LAV、FEV
苋科 Amaranthaceae	反枝苋 <i>A. retroflexus</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV、FEV、EDV
苋科 Amaranthaceae	刺苋 <i>A. spinosus</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	EDV、MEV
苋科 Amaranthaceae	苋 <i>A. tricolor</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	EDV、LAV、MEV
石竹科 Caryophyllaceae	石竹 <i>Dianthus chinensis</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	LAV、MEV
藜科 Chenopodiaceae	藜 <i>Chenopodium album</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	EDV、FEV、MEV、ERP
藜科 Chenopodiaceae	杂配藜 <i>C. hybridum</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
藜科 Chenopodiaceae	小藜 <i>C. serotinum</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
藜科 Chenopodiaceae	地肤 <i>Kochia scoparia</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	EDV、MEV、ECV、LAV
藜科 Chenopodiaceae	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	EDV、MEV
菊科 Compositae	欧洲千里光 <i>Senecio vulgaris</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	MEV
菊科 Compositae	狗舌草 <i>Tephrosieris kirilowii</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	MEV
旋花科 Convolvulaceae	南方菟丝子 <i>Cuscuta australis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
旋花科 Convolvulaceae	菟丝子 <i>C. chinensis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
旋花科 Convolvulaceae	金灯藤 <i>C. japonica</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	丝叶球柱草 <i>Bulbostylis densa</i>	一年生 Annual	湿中生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	风车草 <i>Cyperus alternifolius</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	LAV
莎草科 Cyperaceae	扁穗莎草 <i>C. compressus</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	异型莎草 <i>C. difformis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	碎米莎草 <i>C. iria</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
莎草科 Cyperaceae	具芒碎米莎草 <i>C. microiria</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	三轮草 <i>C. orthostachyus</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	毛轴莎草 <i>C. pilosus</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	香附子 <i>C. rotundus</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	窄穗莎草 <i>C. tenuispica</i>	一年生 Annual	湿中生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	扁鞘飘拂草 <i>Fimbristylis complanata</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	

续表 1

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype	开发利用方式 Exploration and utilization mode
莎草科 Cyperaceae	两歧飘拂草 <i>F. dichotoma</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	水虱草 <i>F. miliacea</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	沼泽荸荠 <i>Heleocharis eupalustris</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	水莎草 <i>Juncellus serotinus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	短叶水蜈蚣 <i>Kyllinga brevifolia</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	华湖瓜草 <i>Lipocarpha chinensis</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	磚子苗 <i>Mariscus sumatrensis</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	球穗扁莎 <i>Pycurus flavidus</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	红鳞扁莎 <i>P. sanguinolentus</i>	一年生 Annual	湿中生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	萤蔺 <i>Scirpus juncoides</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	
莎草科 Cyperaceae	蔗草 <i>S. triquetra</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	MEV
莎草科 Cyperaceae	水葱 <i>S. validus</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	LAV、ECV
大戟科 Euphorbiaceae	飞扬草 <i>Euphorbia hirta</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	MEV
禾本科 Gramineae	水蔗草 <i>Apluda mutica</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	FEV、MEV
禾本科 Gramineae	菵草 <i>Arthraxon hispidus</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV、ERPv
禾本科 Gramineae	野古草 <i>Arundinella anomala</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	FEV、ECV、LAV
禾本科 Gramineae	石芒草 <i>A. nepalensis</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	
禾本科 Gramineae	刺芒野古草 <i>A. setosa</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	ECV、FEV
禾本科 Gramineae	白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	FEV、ECV
禾本科 Gramineae	四生臂形草 <i>Brachiaria subquadripara</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	毛臂形草 <i>B. villosa</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	ERPv
禾本科 Gramineae	拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	MEV、FEV、ERPv
禾本科 Gramineae	假苇拂子茅 <i>C. pseudophragmites</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	FEV
禾本科 Gramineae	细柄草 <i>Capillipedium parviflorum</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	ERPv
禾本科 Gramineae	虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	MEV、FEV
禾本科 Gramineae	无芒隐子草 <i>Cleistogeues songorica</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV
禾本科 Gramineae	糙隐子草 <i>C. squarrosa</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV
禾本科 Gramineae	薏苡 <i>Coix lacryma-jobi</i>	一年生 Annual	旱中生 Mesoxerophyte	ECV
禾本科 Gramineae	柠檬草 <i>Cymbopogon citratus</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	ECV、EDV、MEV
禾本科 Gramineae	扭鞘香茅 <i>C. tortilis</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	MEV

续表 1

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype	开发利用方式 Exploration and utilization mode
禾本科 Gramineae	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	LAV、ERP、FEV、MEV
禾本科 Gramineae	双花草 <i>Dichanthium annulatum</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	升马唐 <i>Digitaria ciliaris</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、ERP
禾本科 Gramineae	长花马唐 <i>D. longiflora</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	紫马唐 <i>D. violascens</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	ERP
禾本科 Gramineae	油芒 <i>Eccoilopus cotulifer</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	长芒稗 <i>Echinochloa caudata</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	光头稗 <i>E. colonum</i>	一年生 Annual	湿中生 Phreatophyte	FEV
禾本科 Gramineae	稗 <i>E. crusgalli</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	旱稗 <i>E. hispidula</i>	一年生 Annual	湿中生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	水田稗 <i>E. oryzoides</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	无芒稗 <i>E. spiralis</i>	多年生 Perennial	湿生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	紫穗稗 <i>E. utilis</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	FEV、EDV
禾本科 Gramineae	穆子 <i>Eleusine coracana</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	ECV、EDV、FEV
禾本科 Gramineae	牛筋草 <i>E. indica</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、ERP、MEV
禾本科 Gramineae	鼠妇草 <i>Eragrostis atrovirens</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	MEV、FEV
禾本科 Gramineae	秋画眉草 <i>E. autumnalis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	大画眉草 <i>E. cilianensis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV
禾本科 Gramineae	知风草 <i>E. ferruginea</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV、ERP、MEV
禾本科 Gramineae	乱草 <i>E. japonica</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	MEV
禾本科 Gramineae	梅氏画眉草 <i>E. mairei</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	小画眉草 <i>E. minor</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	MEV、FEV
禾本科 Gramineae	黑穗画眉草 <i>E. nigra</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	MEV、ERP
禾本科 Gramineae	宿根画眉草 <i>E. perennans</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	画眉草 <i>E. pilosa</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV
禾本科 Gramineae	长画眉草 <i>E. zeylanica</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	ERP
禾本科 Gramineae	假俭草 <i>Eremochloa ophiuroides</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	FEV、LAV
禾本科 Gramineae	四脉金茅 <i>Eulalia quadrinervis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV
禾本科 Gramineae	金茅 <i>E. speciosa</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	拟金茅 <i>Eulaliopsis binata</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	ECV

续表 1

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype	开发利用方式 Exploration and utilization mode
禾本科 Gramineae	球穗草 <i>Hackelochloa granularis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV
禾本科 Gramineae	牛鞭草 <i>Hemarthria altissima</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	FEV
禾本科 Gramineae	黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV、ECV、ERPv
禾本科 Gramineae	白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	MEV、ERPv
禾本科 Gramineae	二型柳叶箬 <i>Isachne dispar</i>	一年生 Annual	湿生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	有芒鸭嘴草 <i>Ischaemum aristatum</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	ERPv
禾本科 Gramineae	千金子 <i>Leptochloa chinensis</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	FEV、MEV
禾本科 Gramineae	虻子草 <i>L. panicea</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	FEV
禾本科 Gramineae	柔枝莠竹 <i>Microstegium vimineum</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	FEV、LAV、EDV、ERPv
禾本科 Gramineae	芒 <i>M. sinensis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	ECV、MEV、ERPv
禾本科 Gramineae	乱子草 <i>Muhlenbergia hugelii</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	日本乱子草 <i>M. japonica</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	多枝乱子草 <i>M. ramosa</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	
禾本科 Gramineae	类芦 <i>Neyraudia reynaudiana</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	MEV
禾本科 Gramineae	稷 <i>Panicum miliaceum</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、EDV
禾本科 Gramineae	圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	MEV、ERPv
禾本科 Gramineae	雀稗 <i>P. thunbergii</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	ERPv
禾本科 Gramineae	狼尾草 <i>Pennisetum alopecuroides</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	FEV、ECV、MEV、ERPv
禾本科 Gramineae	金丝草 <i>Pogonatherum crinitum</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	MEV、FEV、LAV
禾本科 Gramineae	筒轴茅 <i>Rotboellia cochinchinensis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
禾本科 Gramineae	甘蔗 <i>Saccharum officinarum</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	EDV、MEV、ECV、FEV
禾本科 Gramineae	甜根子草 <i>S. spontaneum</i>	多年生 Perennial	湿中生 Phreatophyte	ECV、FEV
禾本科 Gramineae	囊颖草 <i>Sacciolepis indica</i>	一年生 Annual	水生 Hydrophyte	
禾本科 Gramineae	金色狗尾草 <i>Setaria glauca</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV
禾本科 Gramineae	粱 <i>S. italica</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	MEV、FEV、EDV
禾本科 Gramineae	棕叶狗尾草 <i>S. palmifolia</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	EDV、MEV、FEV
禾本科 Gramineae	皱叶狗尾草 <i>S. plicata</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte	EDV、MEV
禾本科 Gramineae	狗尾草 <i>S. viridis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV、ECV、ERPv
禾本科 Gramineae	高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	EDV、ECV

续表 1

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype	开发利用方式 Exploration and utilization mode
禾本科 Gramineae	甜高粱 <i>S. dochna</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	EDV、FEV、ECV
禾本科 Gramineae	苏丹草 <i>S. sudanese</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	FEV
禾本科 Gramineae	双蕊鼠尾粟 <i>Sporobolus diander</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	鼠尾粟 <i>S. fertilis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	FEV、ERPv
禾本科 Gramineae	毛鼠尾粟 <i>S. piliferus</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	菅 <i>Themade villosa</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	MEV
禾本科 Gramineae	线形草沙蚕 <i>Tripogon filiformis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	
禾本科 Gramineae	尾稈草 <i>Urochloa reptans</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	
禾本科 Gramineae	玉蜀黍 <i>Zea mays</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	EDV、FEV、MEV
禾本科 Gramineae	结缕草 <i>Zoysia japonica</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	LAV、FEV
水鳖科 Hydrocharitaceae	黑藻 <i>Hydrilla verticillata</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	
百合科 Liliaceae	薤白 <i>Allium macrostemon</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte	MEV、EDV、ERPv
紫茉莉科 Nyctaginaceae	黄细心 <i>Boerhavia diffusa</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte	MEV、EDV
马齿苋科 Portulacaceae	大花马齿苋 <i>Portulaca grandiflora</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte	LAV、MEV
马齿苋科 Portulacaceae	马齿苋 <i>P. oleracea</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV、EDV、FEV
眼子菜科 Potamogetonaceae	菹草 <i>Potamogeton crispus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	FEV、LAV、EDV
眼子菜科 Potamogetonaceae	眼子菜 <i>P. distinctus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	MEV
眼子菜科 Potamogetonaceae	竹叶眼子菜 <i>P. malaianus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	MEV
眼子菜科 Potamogetonaceae	篦齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	MEV
眼子菜科 Potamogetonaceae	穿叶眼子菜 <i>P. perfoliatus</i>	多年生 Perennial	水生 Hydrophyte	
蔷薇科 Rosaceae	朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	MEV
蒺藜科 Zygophyllaceae	蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte	FEV、MEV

注: LAV. 景观价值; MEV. 药用价值; FEV. 饲用价值; EDV. 食用价值; ECV. 经济价值; ERPv. 生态恢复潜力价值。

Note: LAV. Landscape values; MEV. Medicinal values; FEV. Feeding values; EDV. Edible values; ECV. Economic values; ERPv. Ecological restoration potential values.

2.2 C₄植物生活型

表 4 结果表明, 贵州喀斯特区 C₄植物生活型为一年生和多年生草本, 分别占总种数 48.94% 和 51.06%。在 C₄禾本科植物中多年生与一年生分别为 56.23%、43.68%。C₄莎草科植物中多年生与一年生构成比例分别为 52.17%、47.83%。以上说明, 整体上贵州喀斯特区多年生 C₄植物种略多于

一年生 C₄植物种。根据野外调查喀斯特区 C₄植物多分布在石漠化地区或者人为干预退化的喀斯特森林群落中, 这些群落中一年或多年生 C₄植物更占优势。

2.3 C₄植物水分生态型

表 5 结果表明, 贵州喀斯特区 C₄植物中中生植物占比例最大 (31.21%), 其次为旱生植物

表 2 贵州喀斯特区 C₄植物统计表Table 2 Statistical table of C₄ plants in Guizhou karst region

分类 Classification	数量 Amount	占中国 C ₄ 植物比例 Proportion of Chinese C ₄ plants (%)	占贵州维管束 植物比例 Proportion of Guizhou vascular plants (%)
科 Family	15	62.50	5.95
属 Genus	74	46.25	4.15
种 Species	141	24.48	1.64

表 3 贵州喀斯特区 C₄植物科属种组成Table 3 Composition of C₄ plant species in Guizhou karst region

水平 Level	单属(种) 科(属) Single genus (species) family (genus)	寡属(种) 科(属) Few genus (species) family (genus)	多属(种) 科(属) Many genus (species) family (genus)
科所含属 Genus of the family (%)	66.67	20.00	13.33
科所含种 Species of the family (%)	46.67	40.00	13.33
属所含种 Species of the genus (%)	63.51	35.14	1.35

表 4 贵州喀斯特地区 C₄植物生活型统计Table 4 Statistics of C₄ plant life form in Guizhou karst region

植物生活型 Life form of plant species	C ₄ 植物 构成比例 Proportion of C ₄ plant composition (%)	C ₄ 禾本科植物 构成比例 Proportion of C ₄ plants in Gramineae (%)	C ₄ 莎草科植物 构成比例 Proportion of C ₄ plants in Cyperaceae (%)
一年生 Annual	48.94	43.68	47.83
多年生 Perennial	51.06	56.32	52.17

(24.82%),最低为水生植物(6.38%),总体上 C₄植物偏旱生。在 C₄禾本科植物中,旱生植物占 C₄禾本科植物种数的 35.63%,略高于中生植物所占的 34.48%;而在 C₄莎草科植物中的分布规律则不同,湿生和湿中生植物分别占 C₄莎草科植物种数

的 52.17%、30.43%,未发现旱生与旱中生植物。这说明在贵州喀斯特干旱地区 C₄植物以禾本科为主,这与实际的野外调查结果相符合。

2.4 典型 C₄禾本科植物水分利用特性

表 6 结果表明,研究区 15 种典型 C₄禾本科植物叶片 δ¹³C 值变化范围为 -11.40‰~15.15‰,平均值为 -13.52‰±1.22‰,最大值来自玉蜀黍,最小值来自狗牙根与结缕草。方差分析结果显示,中生、湿中生 C₄禾本科植物与旱生、旱中生 C₄禾本科植物之间 δ¹³C 值不存在显著性差异(P>0.05),表明在喀斯特区水分生态型对 C₄禾本科植物叶片 δ¹³C 值影响不显著。主要原因可能是喀斯特区小生境多样且异质性大,虽降雨充沛但易出现干旱,导致不同水分生态型植物叶片 δ¹³C 值差异不大。

2.5 喀斯特区 C₄植物种资源用途

根据不同用途将喀斯特区 C₄植物分为具有景观价值、药用价值、食用价值、饲用价值、经济价值与生态恢复潜力价值 6 种类型。其中,药用价值植物最多共 68 种,如锦绣苋、香附子、飞扬草、牛筋草、大花马齿苋等;其次为饲用价值植物 49 种,如藜、白羊草、无芒隐子草、虻子草、狼尾草等;食用价值植物 24 种,如地肤、籽子、甘蔗、高粱、玉蜀黍等;生态恢复潜力价值植物 23 种,如狗牙根、牛筋草、知风草、黄茅、五节芒等;经济植物 17 种,如可用于制糖的甘蔗、甜高粱等及纤维植物黄茅、狼尾草、五节芒等;景观价值植物 16 种,如锦绣苋、石竹、狗牙根、芒、大花马齿苋等。

2.6 在贵州喀斯特区生态恢复中具有可开发利用潜力的 C₄植物种

依据 C₄植物水分利用效率、生活型、水分生态型结合多年野外调查、文献与目前研究现状等方面进行系统分析,筛选出贵州喀斯特区具有高水分利用效率、偏旱生、能在野外形成 1 m²以上群落的 C₄植物 23 种(表 7),作为在生态恢复中具有可开发利用潜力的 C₄植物种。其中,以多年生草本植物偏多,占种数的 65.22%,包括旱生、旱中生、中生三种水分生态型,以中生植物居多,占种数的 52.17%。草本植物较乔灌木具有更好的适应性,研究选取的偏旱生 C₄植物种具有高水分利用效

表 5 贵州喀斯特区 C₄ 植物水分生态型统计Table 5 Water ecotype statistics of C₄ plants in Guizhou karst region

类别 Category	旱生植物 Xerophyte	旱中生植物 Mesoxerophyte	中生植物 Mesophyte	湿中生植物 Phreatophyte	湿生植物 Phreatophyte	水生植物 Hydrophyte
C ₄ 植物构成比例 Proportion of C ₄ plant composition (%)	24.82	12.76	31.21	12.06	12.77	6.38
C ₄ 禾本科植物构成比例 Proportion of C ₄ plants in Gramineae (%)	35.63	10.34	34.48	11.50	6.90	1.15
C ₄ 莎草科植物构成比例 Proportion of C ₄ plants in Cyperaceae (%)	0	0	8.70	30.43	52.17	8.70

表 6 贵州喀斯特区 15 种典型 C₄ 植物叶片 δ¹³C 值Table 6 Leaf δ¹³C of 15 typical C₄ plants in Guizhou karst region

植物种 Species	δ ¹³ C (‰)	水分生态型 Water ecotype	生境 Habitat
玉蜀黍 <i>Zea mays</i>	-11.40 *	旱生 Xerophyte	中国广泛栽培 Widely cultivated in China
蒨草 <i>Arthraxon hispidus</i>	-11.69	中生 Mesophyte	河边、山坡草地、田边及阴湿地 Streamsides, damp meadows, among crops, other moist places
狼尾草 <i>Pennisetum alopecuroides</i>	-12.16	旱中生 Mesoxerophyte	山坡草地、道旁及田地边缘 Grassy hillsides, roadsides, field margins
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	-12.54	中生 Mesophyte	山坡、路旁及荒野 Hill slopes, roadsides, grassy waste places
芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	-12.84	旱生 Xerophyte	山坡、海岸及受干扰生境 Mountain slopes, coasts, disturbed places
皱叶狗尾草 <i>Setaria plicata</i>	-12.92	中生 Mesophyte	开阔林地、山谷的林下及阴湿道旁 Open forests, valleys, moist roadsides
白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	-13.06	中生 Mesophyte	河岸、海岸沙地及受干扰草地、耕地 River and seashore sands, disturbed grassy places, cultivations
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	-13.46	中生 Mesophyte	山坡草地、山间草地 Slopes, valleys, grassy places
金色狗尾草 <i>Setaria glauca</i>	-14.04	中生 Mesophyte	荒地、山坡、路旁及林缘 Waste places, mountain slopes, roadsides, forest margins
假俭草 <i>Eremochloa ophiuroides</i>	-14.26	湿中生 Phreatophyte	潮湿的草地、山坡, 尤其是粘土地 Moist meadows, hillsides, especially on clay soils
大画眉草 <i>Eragrostis cilianensis</i>	-14.51	中生 Mesophyte	荒地、田地及耕地 Waste places, fields, cultivated ground
牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	-14.76	中生 Mesophyte	受干扰地及路旁 Disturbed places, roadsides
薏苡 <i>Coix lacryma-jobi</i>	-14.93	旱中生 Mesoxerophyte	溪流、沼泽山谷、微湿田野及房屋旁 Streams, marshy valleys, moist fields, by houses
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	-15.15	旱生 Xerophyte	开阔的受干扰地路旁、田地边缘或作为草坪草种植 Open disturbed situations, roadsides, field margins, cultivated as a lawn grass
结缕草 <i>Zoysia japonica</i>	-15.15	旱生 Xerophyte	山坡草地、开阔地带 Grassy hillsides, open places

注: * 表示来源于文献 (朴河春等, 2001)。

Note: * means from the literature (Piao et al., 2001).

率,更易在恶劣生境中形成群落,减少地表裸露面积,对于表土层的保护具有积极意义。

2.7 C₄ 植物与喀斯特植被演替关系

贵州喀斯特区退化群落自然恢复过程分为草

表 7 在贵州喀斯特区生态恢复中具有开发利用潜力的 C₄植物种名录Table 7 List of C₄ plant species developed and utilized in ecological restoration in Guizhou karst region

科 Family	种 Species	生活型 Life form	水分生态型 Water ecotype
藜科 Chenopodiaceae	藜 <i>Chenopodium album</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	毛臂形草 <i>Brachiaria villosa</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	细柄草 <i>Capillipedium parviflorum</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	升马唐 <i>Digitaria ciliaris</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	紫马唐 <i>D. violascens</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	一年生 Annual	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	知风草 <i>Eragrostis ferruginea</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	黑穗画眉草 <i>E. nigra</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	画眉草 <i>E. pilosa</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	有芒鸭嘴草 <i>Ischaemum aristatum</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	芒 <i>M. sinensis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
禾本科 Gramineae	圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	雀稗 <i>P. thunbergii</i>	多年生 Perennial	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	狼尾草 <i>Pennisetum alopecuroides</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte
禾本科 Gramineae	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	一年生 Annual	中生 Mesophyte
禾本科 Gramineae	鼠尾粟 <i>Sporobolus fertilis</i>	多年生 Perennial	旱生 Xerophyte
百合科 Liliaceae	薤白 <i>Allium macrostemon</i>	多年生 Perennial	旱中生 Mesoxerophyte

本群落阶段、灌草群落阶段、灌木灌丛阶段、灌乔过渡阶段、乔林阶段、顶极常绿落叶阔叶混交林阶段 6 个恢复阶段(喻理飞等, 1998)。通过对茂兰国家自然保护区内 6 个不同恢复阶段样地的调查发现, 只有草本阶段与草灌阶段才具有 C₄植物优势种, 草本

阶段为白茅, 草灌阶段为芒、五节芒、白茅。在灌木灌丛等其余 4 个阶段未发现有 C₄植物优势种, 表明在恢复早期 C₄植物比 C₃植物更具有竞争力, 容易成为群落中的优势种, 而在恢复中的稳定阶段 C₄植物竞争力则减弱, 容易被 C₃植物更替。

表 8 六种 C₄植物在不同地区 δ₁₃C 值Table 8 δ¹³C values of six C₄ plants in different regions

地区 Area	荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	金色狗尾草 <i>Setaria glauca</i>	白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	大画眉草 <i>Eragrostis cilianensis</i>	牛筋草 <i>Eleusine indica</i>
贵州喀斯特区 Karst regions of Guizhou (%)	-11.69	-12.54	-14.04	-13.06	-14.51	-14.76
内蒙古地区 Inner Mongolia area (%)	-14.70	-11.94	-12.70	-11.95	-13.80	-14.50

3 讨论

3.1 贵州喀斯特地区 C₄植物资源特征及生态特性

本研究结果显示,贵州有 C₄植物 141 种,隶属于 15 科 74 属,占全国 C₄植物科的 62.50%、属的 46.25%、种的 24.48%。贵州喀斯特地区 C₄植物科属种资源高于内蒙古(唐海萍和刘书润, 2001)、青海地区(李明财等, 2005)。各种资源型植物共有 105 种,其中药用价值植物最多有 68 种占喀斯特区 C₄植物总数的 48.23%,其次为饲用价值植物 49 种(34.75%)、食用价值植物 24 种(17.02%)、生态恢复潜力价值植物 23 种(16.31%)、经济价值植物 17 种(12.57%),景观价值植物最少 16 种(11.35%),说明贵州 C₄植物的可开发利用途径广泛。

贵州喀斯特区 C₄植物多年生草本略高于一年生草本,与新疆地区(冯纓等, 2012) C₄植物生活型分布相似,而内蒙古(唐海萍和刘书润, 2001)、青海地区(李明财等, 2005)、阿拉善地区(何明珠等, 2010) C₄植物则是一年生植物占优势,说明贵州有较多的 C₄植物经培育之后能多年利用,且尤其有利于长期性生态修复。贵州喀斯特区小生境类型多样,生境异质性大,适合不同生活型 C₄植物生存。贵州与内蒙古 C₄植物水分生态型整体上偏旱生,内蒙古地区干旱主要是由于降水稀少,虽然贵州喀斯特区降雨充沛,但由于岩溶地貌易出现地质性干旱,所以内蒙古地区 C₄植物多为一年生草本,植物的生长、繁殖受到雨水制约;而贵州喀斯特区 C₄植物多年生草本多于一年生草本,可能

是由于多年生草本根系较发达,能有效利用岩缝中水分。植物生活型是对环境适应后的具体表现,在贵州喀斯特区水分是限制植被恢复的主要因素之一(何跃军, 2012);而叶片碳同位素差异则是植物光合作用对 CO₂分馏的结果,能反映出植物叶片长期水分利用效率(曹生奎等, 2009)。通过比较两个地区 6 种 C₄植物的 δ¹³C 值(表 8)可以看出,6 种 C₄植物 δ¹³C 值在两个地区的变化并不完全一致,多数 C₄植物 δ¹³C 值在内蒙古地区偏大,仅荩草 δ¹³C 值在喀斯特地区偏大。这与 Ma et al. (2005) 研究得出的随纬度增高同一物种 δ¹³C 值变高的结论不一致。喀斯特地区均值为 -13.43‰,较内蒙古地区的 -13.26‰ 偏小,方差分析结果显示,两个地区之间各植物 δ¹³C 值总体差异不显著。主要原因可能是喀斯特地区小生境类型多样且异质性大,导致贵州喀斯特区植物 δ¹³C 值的范围较大,总体与内蒙古地区 C₄植物所受干旱胁迫相近;而贵州喀斯特地区降水量与内蒙古地区则差异较大,这与喀斯特区特殊的双层地下空间经常导致地质性缺水的情况相符。C₄植物对 CO₂ 具有较高的亲和力,将 CO₂ 浓缩在维管束鞘细胞中,几乎消除了光呼吸作用,在拥有不低于 C₃植物的碳同化速率的同时能有效地降低气孔导度(Pearcy & Ehleringer, 2010)。因此, C₄植物拥有更高的生物产量和水分、养分利用效率(Brad et al., 2010; Taylor et al., 2010)。张晶等(2018)通过对科尔沁沙地草地植物的研究表明多年生 C₄植物具有较高的光合速率及干物质积累能力,生态适应性较强,对退化草地生态系统恢复有重要意义。在贵州喀斯特区导致森林退化的原因是火

烧、开垦、放牧和樵采(喻理飞等, 2002); 而 C_4 植物则能有效地将资源分配给繁殖器官及地下部分, 在火灾之后快速再生(Brad et al., 2010)。因此, 在石漠化严重的困难立地区 C_4 植物较 C_3 植物更能适应干旱恶劣的生境。

综上所述, 贵州喀斯特区 C_4 植物资源具有资源丰富、利用途径广泛、能长期利用、偏旱生且水分利用幅度广、适合喀斯特生境, 自然状态下多为恢复早期物种, 竞争力强能大面积分布, 有利于生态恢复的基本特征。

3.2 C_4 植物对揭示喀斯特生态环境质量的启示

贵州喀斯特区 C_4 植物为偏旱生草本植物, 多在草本阶段、草灌阶段成为群落中优势种。通过对茂兰喀斯特森林自然恢复中 SOC $\delta^{13}C$ 值的研究表明, 在草本、草灌、乔木阶段出现了 C_4 植物(黄宗胜等, 2015)。王圳等(2010)的研究也发现在草本群落阶段白茅为优势植物种。其可能的原因主要是在恢复早期及过度时期, 生境变化剧烈, 水分亏缺, 植物生存环境恶劣。贵州喀斯特区 C_4 植物均为草本植物, 相对于灌木或乔木而言, 草本植物具有更强的适应性, 同时 C_4 植物整体偏旱生。因此, 在恶劣生境下 C_4 植物较 C_3 植物更易生存。这与刘方等(2006)对黔中喀斯特区调查结果相符, 在强石漠化区域优势植物种主要有五节芒、黄茅、狗牙根等; 也与草原(殷立娟和王萍, 1997)、农牧交错带(刘晓强和王仁忠, 2006)、沙化草地(王仁忠, 2004)的研究结果相一致。当 C_4 植物成为优势植物种时, 表明其所在区域生境较恶劣, 或者生态系统退化较严重, 应当采取保护措施, 这就意味着 C_4 植物可作为生态系统健康预警的指示物种。因此, C_4 植物可以在一定程度上揭示出喀斯特区生态环境质量。

3.3 C_4 植物在喀斯特区植被恢复中的作用

退化喀斯特区植被恢复是一个缓慢的过程, 其目标主要是遏止生态环境恶化的势头, 恢复森林植被(喻理飞等, 2002)。石漠化严重区其植被群落往往处于较低的演替序列中, 而群落的自然演替则是循序渐进的, 需要依靠前一段所形成的环境基础(覃家科等, 2005)。因此, 对重度石漠

化区的裸地植被恢复, 可选择相应的植物入侵裸地, 改善小生境条件, 为进一步的群落演替创造相应基础。贵州喀斯特区虽然水热条件良好, 但土体保水能力低, 频繁的水分亏缺仍是限制植物生长的主要障碍。喻理飞等(2002)研究认为喀斯特区先锋种应是高输入低输出高效率类型。贵州喀斯特区 C_4 植物 $\delta^{13}C$ 值为 $-11.69\% \sim -15.15\%$, 而 C_3 植物 $\delta^{13}C$ 值则为 $-25.55\% \sim -30.28\%$ (容丽等, 2007), 表明在喀斯特区 C_4 植物较 C_3 植物具有更高的水分利用效率。同时韩梅等(2006)研究表明 C_4 植物具有高 N 素利用效率、高光效、高生物产量。因此, 在贵州退化喀斯特区植被恢复早期 C_4 植物比 C_3 植物更能适应恶劣生境, 可以成为群落演替早期的先锋种, 如芒、五节芒、白茅等。通过 C_4 植物形成草丛群落缓和生境初期的恶劣形势, 为 C_3 植物的入侵创造相应的小气候环境, 形成植被恢复与气候改善相互促进的良好循环。黄宗胜等(2015)研究认为不仅在群落演替早期容易出现 C_4 植物群落, 而且在乔灌阶段向乔木阶段演替过渡期也出现了 C_4 植物群落。这说明在群落过渡期时生境变化剧烈, 当遭受自然或人为因子干扰时, C_4 植物可以成为过渡期的草本群落, 使群落完成向 C_3 顶级群落的演替。因此, C_4 植物在喀斯特区自然恢复过程中主要出现在演替早期及过渡期生境条件恶劣情况下, 通过 C_4 植物改善生境, 为 C_3 植物群落的出现创造条件, 最终发展为顶级群落。

参考文献:

- ANGELO CL, DAEHLER CC, 2015. Temperature is the major driver of distribution patterns for C_4 and C_3 BEP grasses along tropical elevation gradients in Hawaii, and comparison with worldwide patterns [J]. *Botany*, 93(1): 9-22.
- BLACK CC, 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities [J]. *Adv Ecol Res*, 7: 87-114.
- BRAD R, GILLIAN D, COLINP O, et al., 2010. Experimental investigation of fire ecology in the C_3 and C_4 subspecies of *Alloterosis semialata* [J]. *J Ecol*, 98(5): 1196-1203.
- BREMOND L, BOOM A, FAVIER C, 2012. Neotropical C_3/C_4 grass distributions - present, past and future [J]. *Glob Change Biol*, 18(7): 2324-2334.
- CAO SK, FENG Q, SI JH, et al., 2009. Summary on the plant

- water use efficiency at leaf level [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(7): 3882–3892. [曹生奎, 冯起, 司建华, 等, 2009. 植物叶片水分利用效率研究综述 [J]. *生态学报*, 29(7): 3882–3892.]
- CHEN QW, XIONG KN, LAN AJ, 2014. Monitoring studies on Karst rocky desertification in Guizhou based on 3S [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 28(3): 62–67. [陈起伟, 熊康宁, 兰安军, 2014. 基于 3S 的贵州喀斯特石漠化遥感监测研究 [J]. *干旱区资源与环境*, 28(3): 62–67.]
- DOWNTON WJS, 1975. The occurrence of C₄ photosynthesis among plants [J]. *Photosynthetica*, 9(1): 96–105.
- DOWNTON WJS, TREGUNNA EB, 1968. Carbon dioxide compensation—its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy [J]. *Can J Bot*, 46(3): 207–215.
- FAN SX, ZHENG JW, WEI SK, et al., 2018. Predicting suitable distribution of dominant herbaceous plant functional groups in a forest-steppe zone, Hebei, China [J]. *Acta Pratac Sin*, 27(3): 24–32. [范顺祥, 郑建伟, 魏士凯, 等, 2018. 河北省森林草原区主要草本植物功能群适宜分布预测 [J]. *草业学报*, 27(3): 24–32.]
- FENG Y, DUAN SM, MOU SY, et al., 2012. Geographic distribution and ecology of C₄ plants in Xinjiang [J]. *Arid Land Geogr*, 35(1): 145–153. [冯颢, 段士民, 牟书勇, 等, 2012. 新疆荒漠地区 C₄ 植物的生态分布与区系分析 [J]. *干旱区地理*, 35(1): 145–153.]
- Gui Zhou Flora Editorial Board, 1982–1989. *Flora of Guizhou* (Vol. 1–9) [M]. Guiyang: Guizhou People's Publishing House. [贵州植物志编委会, 1982–1989. *贵州植物志* (第 1–9 卷) [M]. 贵阳: 贵州人民出版社.]
- HAN M, YANG LM, ZHANG YG, et al., 2006. The biomass of C₃ and C₄ plant function groups in *Leymus chinensis* communities and theirs response to environmental change along Northeast China transect [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(6): 1825–1832. [韩梅, 杨利民, 张永刚, 等, 2006. 中国东北羊草群落 C₃ 和 C₄ 植物功能群生物量及其对环境变化的响应 [J]. *生态学报*, 26(6): 1825–1832.]
- HE MZ, ZHANG ZS, LI XJ, et al., 2010. Environmental effects on distribution and composition of desert vegetations in Alxa Plateau: II. Correlation between C₄ plants distribution and environmental factors [J]. *J Des Res*, 30(1): 57–62. [何明珠, 张志山, 李小军, 等, 2010. 阿拉善高原荒漠植被组成分布特征及其环境解释: II. C₄ 植物组成、分布特征与环境的关系 [J]. *中国沙漠*, 30(1): 57–62.]
- HE YJ, 2012. AM fungi decompose litter and transport nutrients to their host plants in Karst habitat [D]. Chongqing: Southwest University: 1–103. [何跃军, 2012. 喀斯特生境中 AMF 分解枯落物并向宿主植物传递养分 [D]. 重庆: 西南大学: 1–103.]
- HUANG ZS, YU LF, FU YH, et al., 2015. Characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ value of soil organic carbon under naturally restoring degenerative Karst forest [J]. *Acta Pedol Sin*, 52(2): 345–354. [黄宗胜, 喻理飞, 符裕红, 等, 2015. 退化喀斯特森林植被自然恢复中土壤有机碳 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征 [J]. *土壤学报*, 52(2): 345–354.]
- LI MC, YI XF, ZHANG XA, et al., 2005. The list of C₄ plants in alpine locality of Qinghai plateau [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 25(5): 1046–1050. [李明财, 易现峰, 张晓爱, 等, 2005. 青海高原高寒地区 C₄ 植物名录 [J]. *西北植物学报*, 25(5): 1046–1050.]
- LI MR, 1993. C₄ photosynthesis plant directory [J]. *Plant Physiol Comm*, 29(2): 148–159. [李美荣, 1993. C₄ 光合作用植物名录 [J]. *植物生理学通讯*, 29(2): 148–159.]
- LIU F, WANG SJ, LUO HB, et al., 2006. Vegetation succession with Karst rocky desertification and its impact on water chemistry of runoff [J]. *Acta Pedol Sin*, 43(1): 26–32. [刘方, 王世杰, 罗海波, 等, 2006. 喀斯特石漠化过程中植被演替及其对径流水化学的影响 [J]. *土壤学报*, 43(1): 26–32.]
- LIU XQ, WANG RZ, 2006. Analysis of C₄ plant in term of habits and morphological functional types in agropastoral ecotone North to the Beijing, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(5): 1509–1515. [刘晓强, 王仁忠, 2006. 北京北部农牧交错区 C₄ 植物及其形态功能型和生境分析 [J]. *生态学报*, 26(5): 1509–1515.]
- LUO Y, DENG LX, YANG CH, 2015. *Guizhou vascular plant catalogue* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 1–2. [罗扬, 邓伦秀, 杨成华, 2015. *贵州维管束植物编目* [M]. 北京: 中国林业出版社: 1–2.]
- MA JY, CHEN T, QIANG WY, et al., 2005. Correlations between foliar stable carbon isotope composition and environmental factors in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) maxim [J]. *J Integr Plant Biol*, 47(9): 1065–1073.
- MURPHY BP, BOWMAN D, 2007. Seasonal water availability predicts the relative abundance of C₃ and C₄ grasses in Australia [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 16(2): 160–169.
- PEARCY RW, EHLERINGER J, 2010. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants [J]. *Plant Cell Environ*, 7(1): 1–13.
- PIAO HC, LIU QM, YU DL, et al., 2001. Origins of soil organic carbon with the method of natural ^{13}C abundance in maize fields [J]. *Acta Ecol Sin*, 21(3): 434–439. [朴河春, 刘启明, 余登利, 等, 2001. 用天然 ^{13}C 丰度法评估贵州茂兰喀斯特森林区玉米地土壤中有有机碳的来源 [J]. *生态学报*, 21(3): 434–439.]
- QIN JK, LI XK, LÜ SH, et al., 2005. Species replacement and the dynamics of microclimate of karst upland vegetation in Guangxi Mashan in the process of restoration [J]. *Guangxi Sci*, 12(2): 146–151. [覃家科, 李先琨, 吕仕洪, 等, 2005. 广西马山岩溶山地植被恢复过程的种类更替与小气候动态 [J]. *广西科学*, 12(2): 146–151.]
- RONG L, WANG SJ, DU XL, 2007. Responses of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of woody plants to different Karst rocky desertification degrees in Huajiang Gorge, Guizhou [J]. *Sci Silv Sin*, 43

- (6): 38-44. [容丽, 王世杰, 杜雪莲, 2007. 贵州花江峡谷区常见乔灌木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对喀斯特石漠化程度的响应 [J]. 林业科学, 43(6): 38-44.]
- RONG L, WANG SJ, DU XL, et al., 2008. Relationship among leaf anatomical characters and foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of six woody species for Karst rocky desertification areas [J]. *Sci Silv Sin*, 44(10): 29-34. [容丽, 王世杰, 杜雪莲, 等, 2008. 喀斯特峡谷石漠化区 6 种常见植物叶片解剖结构与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关性 [J]. 林业科学, 44(10): 29-34.]
- TALOR SH, HULME SP, REES M, et al., 2010. Ecophysiological traits in C_3 and C_4 grasses: A phylogenetically controlled screening experiment [J]. *New Phytol*, 185: 780-791.
- TANG HP, LIU SR, 2001. The list of C_4 plants in Nei Mongol area [J]. *J Inner Mongolia Univ(Nat Sci Ed)*, 32(4): 431-438. [唐海萍, 刘书润, 2001. 内蒙古地区的 C_4 植物名录 [J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 32(4): 431-438.]
- VLADIMIR IP, CLANTON CB, 2000. C_4 plants in the vegetation of Mongolia: Their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate [J]. *Oecologia*, 123(1): 15-31.
- WANG RZ, 2004. C_4 plants and their relations with desertification in Hunshandake desert grassland [J]. *Acta Ecol Sin*, 24(10): 2225-2229. [王仁忠, 2004. 浑善达克沙化草地 C_4 植物资源及其与植被演替的关系 [J]. 生态学报, 24(10): 2225-2229.]
- WANG Z, ZHANG JC, WANG RY, et al., 2010. Species composition and diversity in the process of natural vegetation succession in Huajiang Karst valley [J]. *Chin For Sci Technol*, 24(6): 48-51. [王圳, 张金池, 王如岩, 等, 2010. 喀斯特峡谷植被演替过程中的物种组成及多样性 [J]. 林业科技开发, 24(6): 48-51.]
- YIN LJ, LI MR, 1997. A study on the geographic distribution and ecology of C_4 plants in China I. C_4 plant distribution in China and their relation with regional climatic condition [J]. *Acta Ecol Sin*, 17(4): 16-29. [殷立娟, 李美荣, 1997. 中国 C_4 植物的地理分布与生态学研究 I. 中国 C_4 植物及其与气候环境的关系 [J]. 生态学报, 17(4): 16-29.]
- YIN LJ, WANG P, 1997. Distribution of C_3 and C_4 photosynthetic pathways of plants on the steppe of northeastern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 17(2): 3-13. [殷立娟, 王萍, 1997. 中国东北草原植物中的 C_3 和 C_4 光合途径 [J]. 生态学报, 17(2): 3-13.]
- YU LF, ZHU SQ, WEI LM, et al., 1998. Study on the natural restoration process of degraded Karst communities—Successional sere [J]. *J Mt Agric Biol*, 17(2): 71-77. [喻理飞, 朱守谦, 魏鲁明, 等, 1998. 退化喀斯特群落自然恢复过程研究——自然恢复演替系列 [J]. 山地农业生物学报, 17(2): 71-77.]
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, 2002. Preliminary study on the adaptability of tolerate-drought for different species group in Karst forest [J]. *J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed)*, 26(1): 19-22. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 2002. 喀斯特森林不同种组的耐旱适应性 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 26(1): 19-22.]
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Evaluation on degradation of Karst forest community and human disturbance [J]. *Chin J Appl Ecol*, 13(5): 529-532. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2002. 人为干扰与喀斯特森林群落退化及评价研究 [J]. 应用生态学报, 13(5): 529-532.]
- YU LF, ZHU SQ, ZHU XK, et al., 2002. A study on evaluation of restoration and remedy technology of degraded Karst forest [J]. *Guizhou Sci*, 20(1): 7-13. [喻理飞, 朱守谦, 祝小科, 等, 2002. 退化喀斯特森林恢复评价和修复技术 [J]. 贵州科学, 20(1): 7-13.]
- ZHANG J, ZUO XA, LÜ P, et al., 2018. Functional traits and interrelations of dominant plant species on typical grassland in the Horqin Sandy Land, China [J]. *Arid Zone Res*, 35(1): 137-143. [张晶, 左小安, 吕朋, 等, 2018. 科尔沁沙地典型草地植物功能性状及其相互关系 [J]. 干旱区研究, 35(1): 137-143.]
- ZHANG XK, WANG HJ, RU HJ, et al., 2010. Riparian C_4 plants on the mainstream of the Yellow River: Assemblage characteristics and their indication on the effects of reservoirs [J]. *J Wuhan Bot Res*, 28(5): 568-576. [张晓可, 王海军, 茹辉军, 等, 2010. 黄河干流河岸带 C_4 植物群落特征及其对水库生态效应的指示 [J]. 武汉植物学研究, 28(5): 568-576.]
- ZHENG XB, LUO YX, ZHOU CX, et al., 2007. The changing characteristics of sunshine hours in Guizhou Province in the past 45 years [J]. *J Meteorol Res Appl*, 28(S2): 2-4. [郑小波, 罗宇翔, 周成霞, 等, 2007. 近 45 年来贵州省日照时数的变化特征 [J]. 气象研究与应用, 28(S2): 2-4.]